基于 OTCs 模拟增温方式探讨气候变暖对青藏高原草地生态系统的影响[1]

张相锋[1]，彭阿辉[2,3]，宋凤仙[4]，陈冬勤[2,3]

（1.北京师范大学 环境学院 水环境模拟国家重点实验室，北京 100875； 2. 北京中交弘毅环保工程有限公司，北京 101405； 3. 郑州弘毅环境检测技术有限公司，郑州 450046；4. 华南农业大学 经济管理学院， 广州 510642 ）

摘要：开顶式生长室（OTCs）增温实验是研究全球气候变化与陆地生态系统关系的主要方法之一，已广泛应用于青藏高原地区。该文通过对近些年国内外研究文献的回顾，分别从植物物候、群落结构、生物量和土壤方面综合分析青藏高原草地生态系统对 OTCs 模拟增温实验的响应。研究发现：增温使群落返青期提前、枯黄期延迟，生长季延长；有利于禾本科植物的生长；高寒草甸地下生物量分配格局向深层转移；高寒草地生态系统对模拟增温的响应存在不确定性，受到地域、群落类型和实验时间的影响；在增温条件下，降雨和冻土融化引起的土壤水分变化通过调控生态系统的物候、生产力、土壤等途径控制着生态系统对气候变暖的响应。在并在此基础上，提出了将来应着重研究的几个方面。

关键词：青藏高原，生物量，群落结构，土壤，物候

DOI：10.11931/guihaia.gxzw201712012

Effects of global warming on alpine grassland ecosystem on Tibetan Plateau based on OTCs warming experiments

Zhang Xiangfeng[1]，Peng A' hui[2 3]，Song Fengxian[4]，Chen Dongqin[2 3]

（1. *State Key Joint Laboratory of Environmental Simulation and Pollution Control*，*School of Environment Beijing Normal University*，Beijing，100875，China

2.*Zhengzhou Hongyi Environmental Detection Technology Co. Ltd.*，Zhengzhou 450046，China

3. *Zhongjiao Hongyi Environmental Protection Engineering Co. Ltd.*，Beijing 101405，China

4. *College of Economics and Management. South China agricultural University*，Guangzhou 510642，China）

Abstract: Open-top chambers (OTCs) is one of the main methods to study the relationship between global climate change and terrestrial ecosystem and has been widely used in the Tibetan plateau. Recent advancement in research on the responses of grassland ecosystems to climate warming by using OTCs is reviewed, which covers the areas of plant phenology, community structure biomass, and soil characteristics. The results show that warming extended the growth season was due to advanced the timings of green-up and delayed yellow period. Warming would benefit the growth of gramineous plants. Warming made the biomass allocation transferred to the deeper soil layer to adjust the drying conditions. The response of the alpine grassland ecosystems to climate change is uncertain, which is influenced by region, community type and experimental time. The change of soil moisture caused by rainfall and permafrost melts regulated the response of ecosystem to warming by regulating the temperature sensitivity of phenology, NPP and soil under warming. Based on the discussions, several aspects of

[1] **收稿日期**：2017-12-12

基金项目：国家“十二五”科技支撑项目（2012BAC01802），中电建路桥集团有限公司科技项目经费资助

[Supported by Projects in the National Science & Technology Pillar Program during the Twelfth Five-year Plan Period（2012BAC01802），Powerchina roadbridge Group Co.，LTD]

作者简介：张相锋，男，河南南阳人，博士，研究方向为环境保护等，（Email）bnuhyky@163.com。

future research should be put forward.

Key words: Tibetan Plateau，productivity，community structure，soil，phenology

中图分类号：S812　　文献标识码：A　　文章编号：

联合国政府间气候变化专门委员会数据显示：2003—2012 年全球海陆表面平均气温比 1900—1950 年上升了 0.78 ℃（IPCC，2013）。在全球变暖的背景下，高纬度和高海拔地区增温幅度更大（Thomas et al，2004），对气候变暖的响应更加敏感且响应速率更加迅速（Imhoff et al，2004；徐满厚和薛娴，2013；Walther et al，2002）。青藏高原近 50a 来的变暖超过全球同期平均升温率的 2 倍，达到每 10 年 0.3 ~ 0.4 ℃，多年冻土层上限温度也以每 10 年约 0.3℃的幅度升高，同时活动层以 3.6~7.5 cm •a^{-1} 的速率增厚（陈德亮等，2015；Liu & Chen，2000）。约占青藏高原面积 70%的高寒草地生态系统极其脆弱，对气候变化和人类活动干扰的高度敏感性，使其成为研究高寒草地生态系统对气候变化响应模式及机制的理想场所（Piao et al，2011；Li et al，2011a）。

野外自然条件下的增温实验是了解和预测陆地生态系统与全球变化内在机制的主要方法之一（牛书丽等, 2007）。开顶式气室法（Open-top chambers，OTCs）是最简单和普遍使用的增温方法（Richardson et al, 2000），与其他增温方式相比能保证土壤条件基本不受干扰和破坏，同时具有低成本、易重复、操作简单等优点，适合长期野外观测实验（Klein et al, 2004），因此已被广泛应用于青藏高原草地生态系统（高寒草甸、高寒草原、高寒沼泽草甸）的研究。

青藏高原高寒草地生态系统是世界上类型最为独特的草地生态系统，对保护生物多样性、保持水土和维护生态平衡有着重大的生态作用和生态价值（Piao et al, 2011）。随着全球变暖，青藏高原草地生态系统的结构和功能发生了深刻的变化（Klein et al, 2004；Piao et al, 2011）。不同学者运用 OTCs 模拟增温装置对不同草地生态系统类型的研究却未得到一致性的结论，甚至在某些观点上相互矛盾，制约了对草地生态系统适应全球变暖的动态变化规律及驱动机制的理解。本文系统总结近些年青藏高原草地生态系统对 OTCs 模拟增温实验的研究结果，从植物物候、群落结构、生物量和土壤方面阐述植物及土壤对气候变暖的响应过程，以增进高寒草地生态系统适应全球变暖的响应特征与演变趋势的理解，为高寒草地生态系统实现可持续经营和发展提供科学和理论依据。

1 OTCs 模拟增温对植物的影响

1.1 增温对植物物候的影响

植物物候被认为是气候变暖的“指纹”，对温度升高的响应尤其敏感。增温使高寒草甸群落各物候期的始期提前，而末期推迟，花蕾期的始期、末期均延迟，花期的始期延迟、末期提前，引起植物种群生长期平均延长 4.95d（周华坤等, 2000）。

高寒草地生态系统植物不同物候阶段对气候变化存在的响应差异和种间差异（Pau et al，2011；Richardson et al，2013；朱军涛，2016；张莉等，2018）。朱军涛等（2016）发现增温改变了藏北高寒草甸群落中多数物种的繁殖时间，增温、物种和其交互作用显著改变了植物的繁殖物候；与果期相比，现蕾和开花期对增温的响应更加敏感；且不同功能群（早花和晚花）植物对增温的响应不一致，并推断不同功能群植物对增温引起的表层土壤水分胁迫的响应和敏感性不同，深根晚花植物的物候过程与浅根早花和中花植物相比较少受到土壤水分的限制（朱军涛，2016）。Dorji et al（2013）等发现由于上层土壤水分可利用性的限制增温推迟了浅根早花高山嵩草的繁殖物候。也有研究表明增温导致高寒草甸群落优势种钝苞雪莲和湿生扁蕾的现蕾和开花物候提前 5~8 天；而对高原毛茛的物候期没有显著变化（阿舍小虎，2013）。

对多年冻土区高寒草甸和沼泽草甸的物候对比研究表明在群落水平上，低幅度增温和高

幅度增温使两种草甸返青期均显著提前；从物种水平上说，低幅度增温显著提前了高寒草甸5种（共7种）植物和高寒沼泽草甸3种（共4种）返青期，高幅度增温下两种草甸所有物种的返青期均显著提前；除沼泽草甸低幅度增温处理外，增温使两种草甸植物枯黄时间明显推迟，且高寒草甸各物候期温度敏感性均高于沼泽草甸（张涛，2016）。

增温引起群落和大部分物种返青期提前、枯黄期延迟，延长其生长季（周华坤等，2000；张涛，2016）。多数研究认为，温度和降水的变化是导致植物物候变化的主要原因（Wang et al，2014a）；但也有研究表明土壤解冻的时间及土壤水分含量是影响植物物候的主要因子（Shen，2011；Dorji et al，2013）。土壤湿度对早花植物的影响比中花或晚花植物的更大，早花植物更易受到OTCs增温后生长季早期土壤水分的限制（Wang et al，2016；朱军涛，2016）。由于高寒草甸多与多年冻土相联系，增温后冻土的解冻时间提前，冻土活动层增厚，改变原有的水力条件，引起不同功能群植物对增温的非对称响应，改变植物群落原有的物候格局（Wang et al，2016）。

1.2 增温对群落结构的影响

低温是限制青藏高原高寒草地植物生长的关键因子之一，模拟增温一定程度上满足了植物对热量的需求，有利于植物的生长和发育。增温在影响植物物候的同时，也改变了植物的种间关系，影响植物群落的结构和组成。刘伟等（2010）对高寒草甸的研究表明群落总盖度呈现逐年上升的趋势，且植物群落的平均高度与温度和实验时间呈正相关；也有研究发现增温对群落盖度无明显变化（赵艳艳，2016；石福孙等，2008）。宗宁等（2016）对藏北高寒草甸的研究表明全年增温和冬季增温都显著降低群落盖度，并推测认为在降雨较少的季节增温导致的土壤含水量降低是群落盖度降低的主要原因。不同海拔梯度的高寒草甸增温实验发现增温显著降低了海拔 4313m 的群落盖度，而对海拔4513m和4693 m的负效应没有达到显著水平（Fu et al，2013）；Ganjurjav et al（2016）对高寒草甸和高寒草原的对比研究表明：增温显著提高了高寒草甸和高寒草原的群落高度；对高寒草甸植物群落盖度没有显著影响，但显著降低了高寒草原群落盖度；也有研究表明增温缓解了低温对植物生长的限制，导致高寒草原群落盖度的增加（陈骥等，2014）。

即使同一地域的不同植被类型群落结构对模拟增温的响应也不一致（赵艳艳等，2015；李娜等，2011）。李娜等（2011）对风火山多年冻土区的高寒草甸和沼泽草甸的研究表明：增温后两种群落高度有所增加，但对高寒草甸群落盖度没有显著影响，显著增加了高寒沼泽草甸的群落盖度。赵艳艳等（2015）对海北地区高寒草甸和高寒灌丛草甸的研究结果表明：模拟增温显著提高了两种群落平均高度，增加高寒灌丛草地群落盖度，而对高寒草甸群落盖度没有显著变化。

不同物种/功能型植物对温度的适应性和敏感性不同，因此增温后表现出不同的适应模式。对高寒草甸的研究发现增温后禾草的分盖度明显增加，而杂草的分盖度却明显下降（石福孙等，2008）；增温提高了禾本科和杂草功能群盖度，降低莎草科盖度，促进禾本科和杂类草的生长，抑制莎草科生长（庞晓瑜等，2016）；也有研究发现增温对禾草科和杂草的盖度没有显著影响（Ganjurjav et al，2016）；李娜等（2011）发现却增温降低了高寒草甸禾草和莎草盖度，增加了杂草盖度；宗宁等（2016）认为增温不利于半干旱区高寒草甸多数植物功能群的生长，降低了禾草、莎草、菊科和其它杂草植物等功能群植物的盖度。

对高寒草原的研究表明增温显著增加了禾草科、莎草科和杂草科的盖度，对豆科植物盖度没有显著影响（陈骥等，2014），也有研究发现增温显著增加了高寒草原豆科植物的盖度，降低了禾本科和杂草的盖度，并认为土壤水分的变化是禾本科和豆科植物盖度变化的重要原因（Ganjurjav et al，2016）。对高寒沼泽草甸的研究表明增温增加了禾草和莎草盖度，降低了杂草的盖度（李娜等，2011）。

1.3 增温对物种多样性的影响

不同物种/功能群对气候变暖的响应差异引起原有群落种间关系的改变，改变群落结构和物种多样性，进一步影响群落的演替速率及方向。对于高寒草甸来说：实验增温使物种丰富度降低了 26%~36%，在土壤养分和含水量低的地区物种多样性损失更高，由于药用植物和可食牧草的物种对温度的敏感性不同，导致药用植物种丢失 21%，非药用植物丢失 40%（Klein et al，2004），而 Wang et al（2012）对同一地区高寒草甸采用热红外增温则发现实验增温仅仅减少了约 10%的物种丰富度，这两个研究中物种丰富度不同程度的减少可能与其不同的实验增温装置有关。李英年等（2004）对高寒矮嵩草草甸进行 5 年模拟增温后发现物种丰富度明显降低，耐旱禾草类比例明显增大，杂草比例下降。然而也有实验表明增温对高寒草甸群落丰富度和香农维纳指数（Shannon-Wiener index）没有显著变化（李娜等，2011；赵艳艳等，2015），群落物种组成与对照样地并未发生变化，只是各物种在群落中的地位发生了相应的变化（石福孙等，2008）。

对高寒草原的研究表明短期模拟增温没有影响到群落的物种丰富度，但改变了物种的重要值，以假苇拂子茅为代表的耐旱型禾草类比例有所增加，以镰形棘豆为代表的毒杂草比例有所下降（陈骥等，2014）；但也有研究表明增温显著降低高寒草原群落丰富度和 Shannon-Wiener 指数，认为豆科植物盖度的增加是导致物种多样性快速丧失的原因（Ganjurjav et al，2016）。

对高寒沼泽草甸的研究表明增温对物种丰富度没有显著影响（李娜等，2011）；也有研究表明植物后莎草科植物的丢失引起高寒沼泽草甸的物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数显著降低（Yang et al，2015）。对高寒灌丛草甸的研究表明增温后显著增加了优势种的高度和盖度，改变了物种间的能量平衡和对光源和空间的竞争格局，抑制了其他物种的生长进而引起物种丰富度和 Shannon-Wiener 指数显著降低（赵艳艳等，2015）。

1.4 增温对生物量的影响

1.4.1 增温对地上生物量的影响

模拟增温改变了植物群落的小气候环境，影响植物的光合作用和生长速率，从而影响植物生长发育和生物量。青藏高原不同区域的模拟增温试验得出的结果有所不同甚至相反，这与对苔原植物群落的增温实验 meta 分析的结论一致：不同地域群落生物量对于增温的响应存在差异（Elmendorf et al，2012）。例如对高寒草甸的研究表明增温显著增加了地上部分生物量（Ganjurjav et al，2016；刘伟等，2010；郭红玉等，2015；Li et al，2011a）；也有研究表明增温后高寒草甸群落的地上生物量变化不显著（Fu et al，2013 ；王瑞，2016 ；石福孙等，2008 ；周华坤等，2000）；但也有研究表明增温降低了高寒草甸地上生物量，其认为增温引起的热效应造成土壤水分的胁迫作用导致生物量的减少（Klein et al，2004 ；李英年等，2004）。Fu et al（2013）对不同海拔高寒草甸的实验增温发现增温显著降低了海拔 4313 m 的生物量，而对海拔 4513 m 和 4693 m 的没有显著影响。

即使处于同区域内的不同草地类型对模拟增温的响应也不一致。例如余欣超等（2015）对矮嵩草草甸和金露梅灌丛草甸的研究表明，增温降低了矮嵩草草甸地上生物量，增加了金露梅灌丛草甸地上生物量，但都不显著。李娜等（2011）对多年冻土区的高寒草甸和沼泽草甸的研究表明：增温促进两种草甸生物量的增加，但大幅度的增温条件抑制了高寒草甸的促进作用，而促进了高寒沼泽草甸的这种促进作用，认为由于高寒草甸和沼泽草甸生态系统的自然条件和土壤水热状况不一样，高幅度增温引起的干旱环境削弱了温度升高引起的地上生物量的增加幅度。

对高寒草原的研究发现增温显著降低了高寒草原的地上生物量，并认为如果温度超过生态系统阈值，增温对生物量的影响取决于水分的可利用性（Ganjurjav et al，2016）。

不同物种/功能群对环境改变的适应能力与其形态学以及对资源的利用能力有关，因此不同物种/功能群对增温也具有不同的生长和生物量分配方式。不同功能群对气候变暖响应

方向可能相反（Klein et al，2007 ；Li et al，2011a），这可能导致了一些研究中增温对群落地上生产力的不显著影响（Klein et al，2007），相对于物种丰富度而言，优势物种或功能群对温度升高的响应决定了地上生物量对温度升高的响应。增温后禾草生物量显著增加（石福孙等，2008），莎草科生物量增加不显著，而显著降低杂草生物量（周华坤等，2000 ；石福孙等，2008），可能是增温后禾草和莎草植物发育生长速率加快，抑制杂草生长，导致杂草生物量减少（周华坤等，2000）；也有研究发现增温增加了杂草生物量（郭红玉等，2015）。对高寒草原的研究发现增温改变了禾本科分蘖能力和资源分配模式使其获得更多的养分引起禾本科生物量的显著增加（陈骥等，2014）。

青藏高原草地生态系统对增温的响应不仅受到区域和植被类型的影响，而且与增温实验的持续时间也有关。李英年等（2004）对矮嵩草草甸的 5 年增温的研究表明，在模拟增温初期年生物量比对照样方高，增温 5 年后生物量反而有所下降。

不同草地生态系统对增温的响应模式对温度和水分的敏感性权重比例因地域的不同而改变（王常顺等，2013），高寒草原植被地上生物量对气候增暖的响应幅度显著小于高寒草甸，而对降水增加的响应程度大于高寒草甸（王根绪等，2007）。青藏高原高寒草甸植被的地上生物量不仅与气候条件密切相关，而且受冻土环境的影响显著，随冻土上限深度增加，高寒草甸植被覆盖度和生物生产量均呈现较为显著递减趋势（王根绪等，2006）。气候变暖有利于冻土融化，促进养分循环，有利于高寒植物生产力的增加（Klady et al，2011）。但植物群落对长期的资源反馈、生长和竞争等效应具有滞后反应，长期增温可能受到水分或养分等环境条件限制，使得植物或群落长期与短期反应不同（Elmendorf et al，2012）。

1.4.2 增温对地下生物量的影响

温度升高对植物群落的影响不仅表现在地上部分，也表现在地下部分的改变（贺金生等，2004）。冻土的季节融化深度直接决定了植被根系层土壤水分和养分状况，深层冻土因温度升高而融化，改变其水文过程，植物通过增加或减少对地下生物量的投入，以期最大化地满足自身的生长需求。与地上生物量一致，增温对地下生物量的影响也未得到一致结论。对高寒草甸的研究表明：增温显著增加地下生物量（Chen et al，2016 ；李娜等，2011）；对地下生物量没有显著影响（Shi et al，2012 ；王瑞，2016）；也有研究表明长期增温降低了地下生物量（余欣超等，2015）。对其他高寒草地生态系统的研究：增温降低了高寒灌丛草甸地下生物量（余欣超等，2015）；增温有利于高寒沼泽草甸禾草和莎草类等须根系植物的生长和繁殖，引起地下生物量的增加（李娜等，2011）。

增温不仅改变了根系生物量，而且改变了其在不同土壤深度的分布比例。余欣超等（2015）对高寒草甸和高寒灌丛草甸发现长期增温显著降低了两种草甸 0~10 cm 地下生物量，使地下生物量分配格局明显向深层转移。李娜等（2011）对多年冻土区的高寒草甸和高寒沼泽草甸也得出类似的结论：增温后高寒草甸的生物量分配格局向深层转移，但不明显；高寒沼泽草甸生物量明显的趋向深层土壤中转移。

实验增温后地下生物量并未得到一致结论，但增温后根系地下生物量分配格局向深层转移，这可能由于植物根系的生长与土壤水分密切相关（徐满厚等，2016），OTCs 增温可能导致土壤水分向上蒸散，降低了土壤表层的含水量，植物根系为获得充足的营养和水分使根系向土壤深处生长（余欣超等，2015）。也可能由于不同功能群植物根系的数量和分布存有较大差异，深根系植物根系对实验增温的敏感性较低，相反，浅根系植物对实验增温更为敏感，不同深度根系的植物的生长受到温度和水分的影响，进而表现在根系生物量的变化及在不同土层中的分配模式（Klein et al，2008）。

温度通过生物地球化学反馈影响养分有效性，降水通过影响土壤水分有效性，进而影响植被生长（杨元合和朴世龙，2006）。增温对草地生态系统最主要的影响是改变生态系统水分平衡，从而引起土壤干旱，进而影响草地生产力，生态系统的水分条件很大程度上决定增

温对该生态系统生产力的影响是正面或负面或无影响（Mowll et al，2015）。

2 模拟增温对土壤碳氮含量及土壤微生物碳氮的影响

2.1 增温对土壤碳氮含量的影响

土壤是草地生态系统中重要组成部分，控制着草地生态系统中的养分循环和有效性，而且是有机碳和养分最为活跃的源和汇，对全球气候变化的响应更敏感（Li et al，2011b）。对高寒草甸的研究表明：增温显著增加了土壤铵态氮、硝态氮含量，却对土壤总氮没有影响（Shi et al，2012）；增温显著增加了高寒草甸土壤总有机碳和总氮，而对土壤可利用氮含量、硝态氮和铵态氮没有显著影响（Ganjurjav et al，2016）；短期增温和长期增温对土壤养分具有类似的影响：显著增加了土壤铵态氮含量，而对土壤总碳、总氮、有机碳和硝态氮含量没有显著影响（Wang et al，2014b）；增温对土壤有机碳、可溶性有机碳、全氮含量、可溶性氮、可溶性有机氮、铵态氮和硝态氮的改变需要长期过程，短期增温对其影响不显著（王瑞，2016）。

对高寒草甸的研究发现增温对高寒草甸土壤碳氮含量的影响不仅与土壤碳氮指标有关，与土层深度也有关，例如增温降低了高寒草甸表层 0~5 cm 土壤有机碳含量，降低 0~20 cm 土壤全氮含量（衡涛等，2011a）；低幅度增温和高幅度增温增加了 0~5 cm 土层中土壤有机碳和全氮含量，却降低了 5~20 cm 土层有机碳和全氮（李娜等，2010）；也有研究发现对 0~20 cm 土壤碳含量无显著变化，却增加了 20~30 cm 土层有机碳含量（余欣超等，2015）。

对其他高寒草地生态系统的研究发现：增温显著增加了高寒草原土壤中的可利用氮含量，降低了土壤总有机碳和总氮含量，而对硝态氮和铵态氮均没有显著影响（Ganjurjav et al，2016）；增温加快了土壤表层有机碳的分解速率和根系凋落物增加，降低了沼泽草甸 0~5cm 土壤表层中的有机碳和全氮含量，却增加了 5~20 cm 土层有机碳和全氮的含量（李娜等，2010）；对高寒灌丛草甸 0~20 cm 土壤碳含量无显著变化，却降低了 20~30 cm 土壤碳含量（余欣超等，2015）。

2.2 对土壤微生物碳氮的影响

土壤微生物是土壤的重要组成部分，也是土壤物质循环和能量流动的主要参与者。温度是影响土壤微生物活性的重要因素，土壤微生物对升温的响应是生态系统反馈过程中的重要环节。对高寒草甸的研究表明温度升高会造成微生物呼吸的指数上升，加速有机碳的矿化，使微生物活性加强，导致微生物生物量碳、氮含量增加（王蓓等，2011；Shi et al，2012；Li et al，2011b），且适度增温对表层土壤微生物生物量碳、氮的影响要大于深层土壤（Li et al，2011b）；但也有研究表明增温对土壤微生物生物量碳和氮含量及比例影响不大，其他环境因素综合作用可能抵消了增温效应（Fu et al，2012，衡涛等，2011b）；且长期增温和短期增温对土壤微生物碳、氮含量没有显著影响（Wang et al，2014b）。

对高寒沼泽草甸的研究表明：增温 2.98℃增加了土壤微生物生物量碳、氮的含量，且对表层土壤影响要大于深层土壤；而增温 5.52℃会降低土壤微生物生物量碳、氮含量，且深层土壤受到的影响大于表层土壤（Li et al，2011b）。

一般来说，温度升高会增加土壤微生物生理活性，加速土壤碳氮循环（Zhou et al，2010）；但高温和土壤水分降低可能会破坏微生物自身的基本特征，从而抑制微生物活动（Contin et al，2000）。一项 Meta 分析研究发现在增温条件下土壤微生物碳氮受试验地年均降水量的影响，年均降水量越大的区域由于增温引起的土壤水分含量下降对微生物生长造成的负面影响越小，微生物由于温度升高引起的生物量增加越明显（王文立等，2015）。增温可能导致土壤碳氮含量和微生物碳氮含量增加，其他环境因子如水分的的变化及交互作用也可能导致其增减，各种因素综合作用可能使土壤碳氮循环速率加快或者相互抵消，使其存在不确定性。

3 展望

青藏高原幅员辽阔、地形复杂，气温与降水存在较大的地域性差异，草地群落的结构和功能差异巨大（王常顺等，2013），因此处于不同区域和类型的群落对气候变化的响应存在响应差异。全球变化背景下，青藏高原草地生态系统的空间格局发生了重要变化，高寒草原分布面积增加，而高寒草甸和沼泽草甸显著萎缩（陈德亮等，2015），草地生态系统植被物候和生产力表现出明显的时空差异，基于遥感监测的结果表明青藏高原东北地区物候提前，而西南地区物候推迟；东部地区草地生产力呈增加态势，而西部地区生产力呈降低态势（陈德亮等，2015）。

目前气候变化对青藏高原高寒草地生产力的影响机制目前尚不明确，不同高寒草地生态系统对气候变化的响应方式不尽相同，受到地域、群落类型和实验时间的影响；在增温条件下，降雨和冻土活动层引起的土壤水分的变化调控着生态系统的物候、群落结构、生产力、土壤等途径控制生态系统对气候变暖的响应。只有正确理解青藏高原草地生态系统对气候变化的响应模式及机制，才能更好地应对气候变化，遏制草原退化，维持生态系统稳定。因此就目前的研究情况，建议应加强以下几个方面的研究：

（1）由于 OTCs 定位模拟实验受到时间和空间尺度上的限制，导致在实验结果的外推或为模型提供参数时仍存在尺度问题，且不同增温方式在设计、技术和增温机制上的差异，使实验结果的整合分析存在困难，增加了模型预测的不确定性。因此在同一地点、同一生态系统类型同时设置多种增温装置，整合分析草地生态系统对不同增温装置的响应结果，完善模型的参数估计和验证。

（2）自然状态下每个物种/功能群有其独自的生态位，现有的研究集中在整个群落生态系统，忽略了物种/功能群之间的竞争机制。气候变化下生态系统的演替和发展是物种/功能群间相互竞争作用的结果，因此可加强全球变暖下群落内物种在时间尺度上演变、生态位分化及其竞争关系的研究。

（3）青藏高原冻土环境对生态系统各生态要素如植被群落结构、多样性以及生物量等具有重大意义，但现有的研究并未考虑区域间冻土间差异及冻土融化对草地生态系统的影响，因此未来研究可耦合冻土、温度和水分等非生物因子，明确全球变暖下不同类型草地生态系统中各因子的影响权重。

参考文献

ASHE Xh, 2013. Effects of warming and precipitation regime on plant phenology and productivity in an alpine meadow, northwestern Sichuan, China [D]. Chengdu: Chengdu University of Technology. [阿舍小虎 2013. 模拟增温与降水改变对川西北高寒草甸植物物候及初级生产力的影响 [D]. 成都理工大学.]

CHEN DL, BAI QX, YAO TD, et al, 2015. Assessment of past, present and future environmental changes on the Tibetan Plateau [J]. Chin Sci Bull, 60(32): 3025-3035. [陈德亮, 徐柏青, 姚檀栋,等 , 2015. 青藏高原环境变化科学评估:过去、现在与未来 [J]. 科学通报, 60(32): 3025-3035.]

CHEN J, CAO JJ, JIN Z, et al, 2014. The influence of short-term experimental warming on alpine steppe of bird island,Qinghai Lake [J]. J Arid Land Resourc & Environm, 28(5): 127-133.[陈骥, 曹军骥, 金钊,等 , 2014. 模拟增温对青海湖鸟岛高寒草原群落结构影响初步研究 [J]. 干旱区资源与环境, 28(5): 127-133.]

CHEN J, LUO Y, XIA J, et al, 2016. Differential responses of ecosystem respiration components to experimental warming in a meadow grassland on the Tibetan Plateau [J]. Agr Forest Meteorol, 220(220): 21-29.

CONTIN M, CORCIMARU S, DE N M, et al, 2000. Temperature changes and the ATP concentration of the soil microbial biomass [J]. Soil Biol Biochem, 32(8): 1219-1225.

DORJI T, TOTLAND O, MOE S R, et al, 2013. Plant functional traits mediate reproductive phenology and success in response to experimental warming and snow addition in Tibet [J]. Glob Chang Biol, 19(2): 459-472.

ELMENDORF S C, HENRY G H R, HOLLISTER R D, et al, 2012. Plot-scale evidence of tundra vegetation

change and links to recent summer warming [J]. Nature Climate Change, 2(6): 453-457.

FU G, SHEN Z, ZHANG X, et al, 2012. Response of soil microbial biomass to short-term experimental warming in alpine meadow on the Tibetan Plateau [J]. Appl Soil Ecol, 61(61): 158-160.

FU G, ZHANG X, ZHANG Y, et al, 2013. Experimental warming does not enhance gross primary production and above-ground biomass in the alpine meadow of Tibet [J]. J Appl Remote Sens, 7(7): 6451-6465.

GANJURJAV H, GAO Q, GORNISH E S, et al, 2016. Differential response of alpine steppe and alpine meadow to climate warming in the central Qinghai–Tibetan Plateau [J]. Agr Forest Meteorol, 223: 233-240.

GUO HY, DE KJ, LU GX, et al, 2015. The Impacts of Simulative Warming and Adding Nitrogen on the Grassland Productivity of Alpine Meadow [J]. Acta Agrestia Sin, 23(2): 322-327.[郭红玉, 德科加, 芦光新,等 , 2015. 模拟增温和添加氮素对高寒草甸草地生产力影响的初步研究 [J]. 草地学报, 23(2): 322-327.]

HE JS, WANG ZQ, FANG JY, 2004. Issues and prospects of belowground ecology with special reference to global climate change [J]. Chin Sci Bull, 49(13): 1891-1899.[贺金生, 王政权, 方精云, 2004. 全球变化下的地下生态学:问题与展望 [J]. 科学通报, 49(13): 1226-1233.]

HENG T, WU J, XIE SY, et al, 2011. The Responses of Soil C and N,Microbial Biomass C or N under Alpine Meadow of Qinghai-Tibet Plateau to the Change of Temperature and Precipitation [J]. Chin Agric Sci Bull, 27: 425-430.. [衡涛, 吴建国, 谢世友,等 , 2011a. 高寒草甸土壤碳和氮及微生物生物量碳和氮对温度与降水量变化的响应 [J]. 中国农学通报, 27: 425-430.]

IMHOFF M L, BOUNOUA L, RICKETTS T, et al, 2004. Global patterns in human consumption of net primary production [J]. Nature, 429(6994): 870.

IPCC. 2013. Climate change: The Physical science basis / / The Fifth Assessment Report of Working Group I (WGI)

KLADY R A, GHR H, LEMAY V, 2011. Changes in high arctic tundra plant reproduction in response to long-term experimental warming [J]. Glob Change Biol, 17(4): 1611-1624.

KLEIN J A, HARTE J, ZHAO XQ, 2007. Experimental warming, not grazing, decreases rangeland quality on the Tibetan Plateau [J]. Ecol Appl, 17(2): 541-557.

KLEIN JA, HARTE J, ZHAO XQ, 2004. Experimental warming causes large and rapid species loss, dampened by simulated grazing, on the Tibetan Plateau [J]. Ecol Lett, 7(12): 1170-1179.

KLEIN JA, HARTE J, ZHAO XQ, 2008. Decline in Medicinal and Forage Species with Warming is Mediated by Plant Traits on the Tibetan Plateau [J]. Ecosystems, 11(5): 775-789.

LI N, WANG GX, GAO YH, et al, 2010. Effects of simulated warming on soil nutrients and biological characteristics of alpine meadow soil in the headwaters egion of the Yangtze River [J]. Acta Pedol Sin, 47(6): 1214-1224. [李娜, 王根绪, 高永恒,等 , 2010. 模拟增温对长江源区高寒草甸土壤养分状况和生物学特性的影响研究 [J]. 土壤学报, 47(6): 1214-1224.]

LI N, WANG GX, GAO YH, et al, 2011b. Warming effects on plant growth, soil nutrients, microbial biomass and soil enzymes activities of two alpine meadows in Tibetan Plateau [J]. Pol J Ecol, 59(1): 25-35.

LI N, WANG GX, YANG Y, et al, 2011a. Plant production, and carbon and nitrogen source pools, are strongly intensified by experimental warming in alpine ecosystems in the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Soil Biol Biochem, 43(5): 942-953.

LI N, WANG GX, YANG Y, et al, 2011b. Short-term effects of temperature enhancement on community structure and biomass of alpine meadow in the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Acta Ecol Sin, 31(4): 895-905.[李娜, 王根绪, 杨燕,等 , 2011. 短期增温对青藏高原高寒草甸植物群落结构和生物量的影响 [J]. 生态学报, 31(4): 895-905.]

LI Y, ZHAO L, ZHAO XQ, et al, 2004. Effects of a 5-years mimic temperature increase to the structure and productivity of Kobresia humilis meadow [J]. Acta Agrestia Sin, 12(3): 236-239.[李英年, 赵亮, 赵新全,等 ,

2004. 5 年模拟增温后矮嵩草草甸群落结构及生产量的变化 [J]. 草地学报, 12: 236-239.]

LIU W, WANG CT, ZHAO JZ, et al, 2010. Responses of quantity characteristics of plant community to simulating warming in alpine Kobresia humilis meadow ecosystem [J]. Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin, 30(5): 995-1003. [刘伟, 王长庭, 赵建中,等 , 2010. 矮嵩草草甸植物群落数量特征对模拟增温的响应 [J]. 西北植物学报, 30(5): 995-1003.]

LIU X, CHEN B, 2000. Climatic warming in the Tibetan Plateau during recent decades [J]. Int J Climatol, 20(14): 1729-1742.

MOWLL W, BLUMENTHAL DM, CHERWIN K, et al, 2015. Climatic controls of aboveground net primary production in semi-arid grasslands along a latitudinal gradient portend low sensitivity to warming [J]. Oecologia, 177(4): 959-969.

NIU SL, HAN XG, MA KP, et al, 2007. Field facilities in global warming and terrestrial ecosystem research [J]. J Plant Ecol, 31(2): 262-271.[牛书丽, 韩兴国, 马克平,等 , 2007. 全球变暖与陆地生态系统研究中的野外增温装置 [J]. 植物生态学报, 31(2): 262-271.]

PANG XY, LEI JP, WANG A, et al, 2016. Response of Plant Community in Subalpine Meadow to Climate Change [J]. Acta Bot Boreali-Occidentalia Sin, 36(8): 1678-1686. [庞晓瑜, 雷静品, 王奥,等 , 2016. 亚高山草甸植物群落对气候变化的响应 [J]. 西北植物学报, 36(8): 1678-1686.]

PAU S, WOLKOVICH E M, COOK B I, et al, 2011. Predicting phenology by integrating ecology, evolution and climate science [J]. Glob Change Biol, 17(12): 3633-3643.

PIAO SL, CUI M, CHEN A, et al, 2011. Altitude and temperature dependence of change in the spring vegetation green-up date from 1982 to 2006 in the Qinghai-Xizang Plateau [J]. Agr Forest Meteorol, 151(12): 1599-1608.

RICHARDSON AD, KEENAN TF, MIGLIAVACCA M, et al, 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system [J]. Agr Forest Meteorol, 169(3): 156-173.

RICHARDSON S J, HARTLEY S E, PRESS M C, 2000. Climate warming experiments: are tents a potential barrier to interpretation? [J]. Ecol Entomol, 25(3): 367–370.

SHEN M, 2011. Spring phenology was not consistently related to winter warming on the Tibetan Plateau [J]. Proc Natl Acad Sci U S A, 108(19): E91.

SHI F, CHEN H, CHEN H, et al, 2012. The combined effects of warming and drying suppress CO 2 and N 2 O emission rates in an alpine meadow of the eastern Tibetan Plateau [J]. Ecol Res, 27(4): 725-733.

SHI FS, WU N, LUO P, 2008. Effect of temperature enhancement on community structure and biomass of subalpine meadow in Northwestern Sichuan [J]. Acta Ecol Sin, 28(11): 5286-5293. [石福孙, 吴宁, 罗鹏, 2008. 川西北亚高山草甸植物群落结构及生物量对温度升高的响应 [J]. 生态学报, 28(11): 5286-5293.]

THOMAS C D, CAMERON A, GREEN R E, et al, 2004. Extinction risk from climate change [J]. Nature, 427(6970): 145-148.

WALTHER G-R, POST E, CONVEY P, et al, 2002. Ecological responses to recent climate change [J]. Nature, 416(6879): 389-395.

WANG B, SUN G, LUO P, et al, 2011. Labile and recalcitrant carbon and nitrogen pools of an alpine meadow soil from the eastern Qinghai-Tibetan Plateau subjected to experimental warming and grazing [J]. Acta Ecol Sin, 10(10): 1109-1122.[王蓓, 孙庚, 罗鹏,等 , 2011. 模拟升温和放牧对高寒草甸土壤有机碳氮组分和微生物生物量的影响 [J]. 生态学报, 31(6): 1506-1514.]

WANG CS, MENG FD, LI XE, et al, 2013. Responses of alpine grassland ecosystem on Tibetan Plateau to climate change: A mini review [J]. Chin J Ecol, 32(6): 1587-1595.[王常顺, 孟凡栋, 李新娥,等 , 2013. 青藏高原草地生态系统对气候变化的响应 [J]. 生态学杂志, 32(6): 1587-1595.]

WANG GX, HU HC, WANG YB, et al, 2007. Response of Alpine Cold Ecosystem Biomass to Climate

Changes in Permafrost Regions of the Tibetan Plateau [J]. J Glaciol & Geocryol, 29(5): 671-679. [王根绪，胡宏昌，王一博,等 ，2007. 青藏高原多年冻土区典型高寒草地生物量对气候变化的响应 [J]. 冰川冻土，29(5): 671-679.]

WANG GX, LI YS, WU QB, et al, 2006. Relationship between Frozen Soil and Vegetation in Permafrost Regions of Tibetan Plateau and the Effect on the Alpine Ecosystem [J]. Sci Chin Series D-Earth Sci，36(8), 743-754 [王根绪，李元首，吴青柏, et al. 2006. 青藏高原冻土区冻土与植被的关系及其对高寒生态系统的影响[J]. 中国科学:地球科学, 36(8): 743-754.]

WANG R, 2016. Effects of warming and precipitation enhancement on soil and plant carbon and nitrogen of alpine meadow ecosystem [D]. Lanzhou: Gansu Agricultural University. [王瑞, 2016. 模拟增温和降水变化对高寒草甸土壤和植被碳、氮的影响 [D]. 甘肃农业大学.]

WANG SP, DUAN JC, XU G, et al, 2012. Effects of warming and grazing on soil N availability, species composition, and ANPP in an alpine meadow [J]. Ecology, 93(11): 2365-2376.

WANG SP, MENG FD, DUAN JC, et al, 2016. Asymmetric sensitivity of first flowering date to warming and cooling in alpine plants [J]. Ecology, 95(12): 3387-3398.

WANG SP, WANG C, DUAN JC, et al, 2014a. Timing and duration of phenological sequences of alpine plants along an elevation gradient on the Tibetan plateau [J]. Agr Forest Meteorol, 189-190(3): 220-228.

WANG WL, KONG WD, ZENG H, et al, 2015. A Meta-analysis of Responses of Soil Microbes to Warming [J]. J Agro-Environment Sci, 34(11): 2169-2175. [王文立，孔维栋，曾辉, 2015. 土壤微生物对增温响应的 Meta 分析 [J]. 农业环境科学学报, 34(11): 2169-2175.]

WANG X, DONG S, GAO Q, et al, 2014b. Effects of short-term and long-term warming on soil nutrients, microbial biomass and enzyme activities in an alpine meadow on the Qinghai-Tibet Plateau of China [J]. Soil Biol Biochem, 76: 140-142.

XU MH, LIU M, ZHAI DT, et al, 2016. Dynamic changes in biomass and its relationship with environmental factors in an alpine meadow on the Qinghai-Tibetan Plateau,based on simulated warming experiments [J]. Acta Ecologica Sinica, 36(18) : 5759-5767.[徐满厚，刘敏，翟大彤,等 ，2016. 青藏高原高寒草甸生物量动态变化及与环境因子的关系——基于模拟增温实验 [J]. 生态学报, 36(18): 5759-5767.]

XU MH, XUE X, 2013. A research on summer vegetation characteristics & short-time responses to experimental warming of alpine meadow in the Qinghai-Tibetan Plateau [J]. Acta Ecol Sin, 33(7): 2071-2083. [徐满厚，薛娴，2013. 青藏高原高寒草甸夏季植被特征及对模拟增温的短期响应 [J]. 生态学报，33(7): 2071-2083.]

YANG Y, WANG GX, KLANDERUD K, et al, 2015. Plant community responses to five years of simulated climate warming in an alpine fen of the Qinghai–Tibetan Plateau [J]. Plant Ecol & Divers, 8(2): 211-218.

YANG YH, PIAO SL , 2006. Variations in grassland vegetation cover in relation to climatic factors on the tibetan plateau [J]. J Plant Ecol, 30(1): 1-8.[杨元合，朴世龙, 2006. 青藏高原草地植被覆盖变化及其与气候因子的关系 [J]. 植物生态学报, 30(1): 1-8.]

YU XC, YAO BQ, ZHOU HK, et al, 2015. Variable responses to long-term simulated warming of underground biomass and carbon allocations of two alpine meadows on the Qinghai-Tibet Plateau [J]. Chin Sci Bull, 60(4): 379.[余欣超，姚步青，周华坤,等 ，2015. 青藏高原两种高寒草甸地下生物量及其碳分配对长期增温的响应差异 [J]. 科学通报, 60(4): 379.]

ZHANG L, WANG GX, RAN F, et al, 2018. Experimental warming changed plants' phenological sequences of two dominant species in an alpine meadow, western of Sichuan [J]. Chin J Plant Ecol，42(1) : 20-27. [张莉，王根绪，冉飞,等 ，2018. 模拟增温改变川西高山草甸优势植物繁殖物候序列特征 [J]. 植物生态学报，42(1): 20-27.]

ZHANG T, 2016. The effect of experimental warming on the carbon cycle of alpine meadow ecosystems in

the permaforst region of Qinghai-Tibet Plateau [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences [张涛 2016. 模拟增温对青藏高原多年冻土区草地生态系统碳平衡的影响 [D]. 北京: 中国科学院大学.]

ZHAO YY, 2012. The physiological and ecological response of typical alpine meadow plants to warming and simulated grazing [D]. Beijing: University of Chinese Academy of Sciences. [赵艳艳 2016. 高寒草甸典型植物对增温和模拟放牧的生理生态响应的研究 [D]. 中国科学院大学.]

ZHAO YY, ZHOU HK, YAO BQ, et al, 2015. The Influence of Long-term Simulating Warming to the Plant Community and Soil Nutrient of Alpine Meadow [J]. Acta Agrestia Sin, 23(4): 665-671..[赵艳艳, 周华坤, 姚步青,等 , 2015. 长期增温对高寒草甸植物群落和土壤养分的影响 [J]. 草地学报, 23(4): 665-671.]

ZHOU HK, ZHOU XM, ZHAO XQ, 2000. A preliminary study of the influence of simulated greenhouse effect on a kobresia humilis meadow [J]. Acta Phytoecol Sin, 24(5): 547-553. [周华坤, 周兴民, 赵新全, 2000. 模拟增温效应对矮嵩草草甸影响的初步研究 [J]. 植物生态学报, 24(5): 547-553.]

ZHOU X, WAN S, LUO Y, 2010. Source components and interannual variability of soil CO_2 efflux under experimental warming and clipping in a grassland ecosystem [J]. Glob Change Biol, 13(4): 761-775.

ZHU JT, 2016. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in Xizang alpine meadow [J]. Chin J Plant Ecol, 40(10): 1028-1036.[朱军涛, 2016. 实验增温对藏北高寒草甸植物繁殖物候的影响 [J]. 植物生态学报, 40(10): 1028-1036.]

ZONG N, XI C, SHI PL, et al, 2016. Responses of plant community structure and species composition to warming and Naddition in an alpine meadow,northern Tibetan Plateau,China [J]. Chin J Appl Ecol, 27（12）: 3739-3748. [宗宁, 柴曦, 石培礼,等 , 2016. 藏北高寒草甸群落结构与物种组成对增温与施氮的响应 [J]. 应用生态学报, 27（12）: 3739-3748.]